



Le biotope des ectoparasites branchiaux: définition de l'espace colonisé et des unités d'échantillonnage

Patrick Silan, Eve Le Pommelet

► To cite this version:

Patrick Silan, Eve Le Pommelet. Le biotope des ectoparasites branchiaux: définition de l'espace colonisé et des unités d'échantillonnage. *Ecologie*, 1995, 26 (1), pp.9-16. hal-01181269

HAL Id: hal-01181269

<https://hal.science/hal-01181269>

Submitted on 29 Jul 2015

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

LE BIOTOPE DES ECTOPARASITES BRANCHIAUX : DÉFINITION DE L'ESPACE COLONISÉ ET DES UNITÉS D'ÉCHANTILLONNAGE*

Patrick SILAN et Eve LE POMMELET

URA CNRS 698 « Biologie des Populations d'Helminthes parasites », Station Méditerranéenne de l'Environnement Littoral,
Université Montpellier II, 1 Quai de la Daurade - 34200 Sète - France

SUMMARY

(review paper)

THE BIOTOPE OF GILL ECTOPARASITES : DEFINITION OF THE SETTLED SPACE AND OF THE SAMPLING UNITS

The gills of most fish species represent a particular biotope for many ectoparasites. Whether they are taxonomically related or not, the species forming parasite communities have to share the resources of these biotopes, in particular the space. For the last thirty years or so, the study of their respective gill distribution and the analysis of its causes have been important fields of parasitological ecology. However, the methods used to study these problems (definition of the settled space, parasite location and data representations...) are numerous. They are often imprecise and are not reproducible. They do not allow a rigorous comparison of homologous guilds or communities. In this paper, the most usual sampling method is formalized.

KEY WORDS : Teleostei - Ectoparasites - Gill biotope - Community - Sampling.

RÉSUMÉ

(article de synthèse)

Les branchies de la plupart des espèces de poissons représentent un biotope particulier pour de nombreux ectoparasites. Que ces organismes aient ou non des affinités taxinomiques, les peuplements parasitaires ainsi constitués doivent se partager les différentes ressources, et notamment l'espace. L'étude de leur répartition branchiale respective, et de leur déterminisme, est un champ important de l'écologie parasitaire depuis une trentaine d'années. Cependant, les méthodes d'approche (définition de l'espace colonisé, localisation des parasites et modes de représentation...) sont nombreuses, le plus souvent imprécises et non reproductibles. Elles ne permettent généralement pas une approche comparée de guildes ou de peuplements homologues. La formalisation de la méthode d'échantillonnage la plus couramment utilisée est proposée.

MOTS CLÉS : Téléostéens - Ectoparasites - Biotope branchial - Communauté - Échantillonnage.

INTRODUCTION

L'analyse de la structure des communautés de parasites doit nécessairement s'accompagner d'une définition correcte et précise des structures spatiales au niveau desquelles est envisagée l'étude. En écologie parasitaire, il est désormais admis (ESCH *et al.*, 1990) qu'une infrapopulation est définie comme l'ensemble des individus d'une espèce donnée de parasite présent sur ou dans un individu-hôte (ESCH *et al.*, 1975). Par extension, une

infracommunauté parasitaire (BUSH & HOLMES, 1986, HOLMES & PRICE, 1986 ; ESCH *et al.*, 1990) correspond à l'ensemble des infrapopulations dans un individu-hôte. Le biotope élémentaire abritant cette infracommunauté constitue un premier niveau de ressource (SILAN *et al.*, 1987). Les deux niveaux hiérarchiques supérieurs sont la population et la communauté (« Component community » des auteurs anglo-saxons). La population (ou métapopulation pour certains auteurs) représente toutes les infrapopulations présentes dans une espèce-hôte et un écosystème

* Manuscrit reçu le 14 octobre 1994 ; version révisée acceptée pour publication le 3 juillet 1995

donnés (RIGGS & ESCH, 1987). La communauté (ou méta-communauté) traduit l'ensemble des infracommunautés dans une population d'hôtes (HOLMES & PRICE, 1986). Enfin, les deux niveaux d'organisation suivants sont la suprapopulation et la supracommunauté (« Compound community »). La suprapopulation représente tous les individus d'une espèce-parasite dans un écosystème, en considérant tous les compartiments de son cycle biologique (un ou plusieurs hôtes successifs pouvant abriter des espèces différentes). La supracommunauté correspond à l'ensemble des communautés parasitaires, en considérant également les différents compartiments des cycles parasitaires concernés. De l'individu à l'espèce-hôte, ces différents niveaux de perception engendrent des problématiques et des méthodologies spécifiques.

Que l'on s'intéresse au partage de l'espace entre plusieurs mésoparasites (Trématodes, Nématodes...) dans un tube digestif (METTRICK & DUNKEY, 1969 ; CROMPTON, 1973 ; HOLMES, 1973 ; HOBBS, 1980 ; KENNEDY, 1985 ; STOCK & HOLMES, 1987, 1988 ; BATES & KENNEDY, 1990, 1991) ou entre ectoparasites (Monogènes, Copépodes...) de branchies de poissons (LLEWELLYN, 1956 ; YOUNG, 1968 ; EUZET & KTARI, 1970 a et b ; SUYDAM, 1971 ; ARME & HALTON, 1972 ; WOOTTEN, 1974 ; LAMBERT & MAILLARD, 1975 ; LAMBERT & SANFILIPPO, 1977 ; RODHE, 1976 a et b, 1977 a, b et c, 1980, 1982 ; LEBEDEV, 1977 ; NOISY, 1978 ; SANFILIPPO, 1978 ; NOISY & MAILLARD, 1980 ; RAMASAMY *et al.*, 1985 ; SILAN & MAILLARD, 1989, RHODE *et al.*, 1994), le problème méthodologique initial reste de délimiter des sous-ensembles, ou stations, dans ces biotopes. La station est alors, tout comme pour les organismes libres (BLONDEL, 1979), la plus petite unité de territoire élémentaire où, à l'échelle du phénomène étudié, se trouve réunie au moins une fraction des espèces de la communauté. Si l'on souhaite analyser la manière dont les infrapopulations parasitaires occupent leur biotope élémentaire, et identifier les tendances à l'échelle des populations, il est alors indispensable de définir précisément ces stations d'échantillonnage et leurs limites. Dans le cas des biotopes branchiaux, seul cas que nous considérerons ici, le problème n'a pas reçu à ce jour de réponse formelle. Nous proposons donc de définir ce que peut être cette unité d'échantillonnage, afin de la rendre reproductible d'une espèce-hôte à une autre, ou d'un individu-hôte à un autre. Nous discuterons ensuite des conséquences d'une telle approche en biologie des peuplements parasitaires.

LE PARTAGE DE L'ESPACE POUR DES ECTOPARASITES BRANCHIAUX : PRINCIPES GÉNÉRAUX

Les branchies d'un poisson téléostéen sont composées de deux séries symétriques de quatre arcs branchiaux

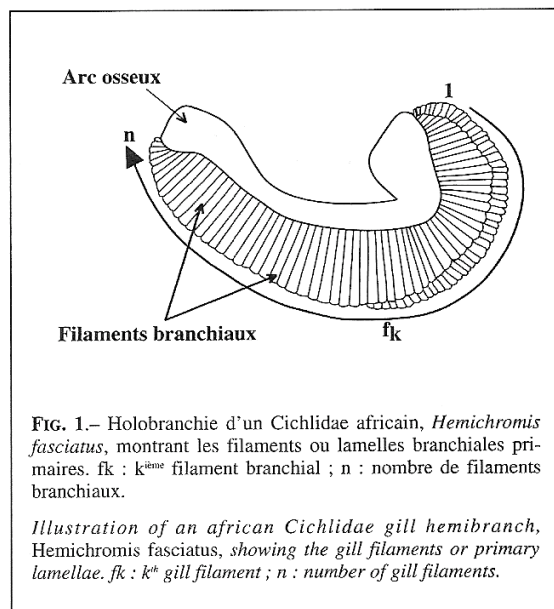


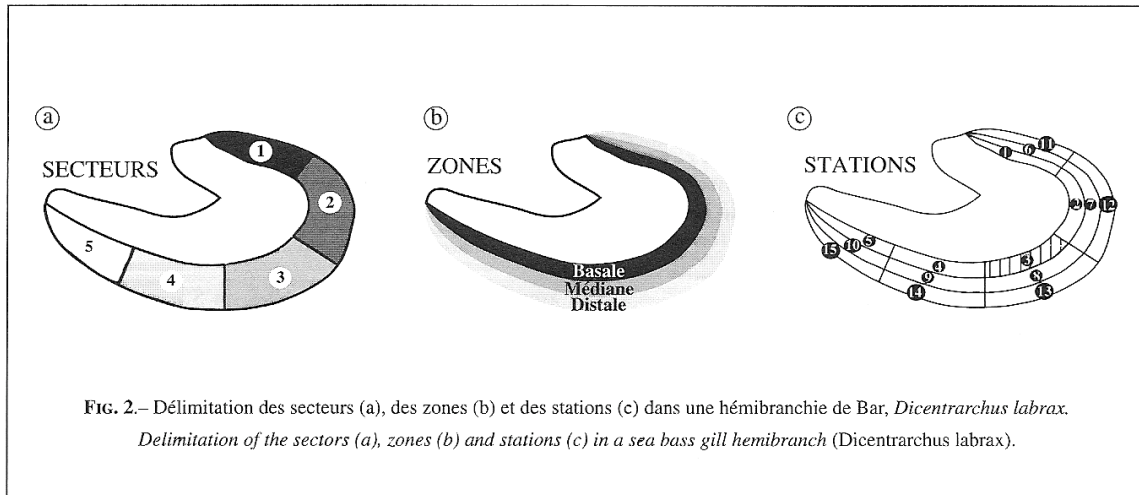
FIG. 1.— Holobranchie d'un Cichlidae africain, *Hemichromis fasciatus*, montrant les filaments ou lamelles branchiales primaires. f_k : $k^{\text{ième}}$ filament branchial ; n : nombre de filaments branchiaux.

Illustration of an african Cichlidae gill hemibranch, *Hemichromis fasciatus*, showing the gill filaments or primary lamellae. f_k : k^{th} gill filament ; n : number of gill filaments.

(HUGHES & MORGAN, 1973). Chacun de ces arcs est formé de deux hémibranchies, une antérieure et l'autre postérieure par rapport à l'axe longitudinal de ce vertébré. Chaque hémibranchie est constituée d'un certain nombre de filaments ou lamelles primaires. Le nombre de ces filaments varie, ainsi que la surface branchiale colonisable par des ectoparasites ; ces variations entraînent une forte hétérogénéité des biotopes colonisés (ROUBAL, 1987 ; SILAN *et al.*, 1987 ; LAMBERT, 1990). Les lamelles branchiales primaires ou filaments branchiaux représentent les supports réels sur lesquels sont fixés les ectoparasites (FIG. 1).

Ces organismes sont hématophages, brouteurs de cellules épithéliales ou consommateurs de mucus. Les dizaines ou centaines de filaments présents sur les quatre arcs unilatéraux d'un poisson sont sensiblement tous équivalents quant à la nature des ressources alimentaires qu'ils offrent. En revanche, ces filaments subissent des contraintes environnementales, notamment hydrodynamiques, assez différentes selon leur position dans les branchies (PALING, 1968). Il en va donc de même pour les parasites qui s'y installent.

Afin d'étudier les éventuels préférendums spatiaux des espèces à l'échelle des biotopes, différents parasitologues ont utilisé, à l'instar des phyto-sociologues (GREIG-SMITH, 1952), le principe de la grille de quadrats contigus. L'espace branchial est ainsi découpé virtuellement en placettes contiguës, chacune d'elles faisant l'objet d'un examen exhaustif. Le découpage de l'espace ainsi réalisé permet un repérage des parasites beaucoup plus rapide que leur localisation exacte sur les filaments, souvent très nombreux. Le problème apparaît dans la littérature dès lors qu'il s'agit de définir formellement ce que sont ces



quadrats de référence. Les arcs, les hémibranchies et les filaments sont les seules structures aux limites intrinsèques. Plusieurs auteurs se sont intéressés aux gradients de répartition des espèces parasites dans cet espace des arcs (LLEWELLYN, 1956 ; SMITH, 1969 ; ADAMS, 1986 ; KOSKIVAARA *et al.*, 1992) et des hémibranchies (SUYDAM, 1971 ; WOOTTEN, 1974). ROHDE (1977c, 1993) a même proposé les termes de « transverse partitioning » afin de traduire la préférence de quelques espèces pour certains arcs branchiaux, et de « lateral partitioning » afin de marquer celle pour les hémibranchies antérieures (externes) ou postérieures (internes).

Des processus se déroulent néanmoins à un niveau de perception plus fin que celui de l'hémibranchie. Les parasitologues ont donc introduit les notions de « secteur » et de « zone », définies cette fois de manière extrinsèque (FIG. 2a et 2b).

La définition des secteurs (NOISY, 1978 ; HANEK & FERNANDO, 1978) et des zones (WOOTTEN, 1974 ; LAMBERT & MAILLARD, 1974 ; SANFILIPPO, 1978) s'est toujours appuyée sur une représentation purement graphique des branchies (RAMASAMY *et al.*, 1985). Cette représentation consiste, à partir d'une projection sur un plan de la surface latérale des hémibranchies, à définir schématiquement des sous-espaces dont les aires sont en fait loin d'être sub-égales (FIG. 2a). Les secteurs, dont le nombre varie généralement de 3 à 5 selon les auteurs, doivent permettre de positionner les individus-parasites selon un gradient dorso-ventral, défini lui-même par rapport au corps de l'hôte (FIG. 2a). La notion de zone a été introduite pour pouvoir illustrer la position des parasites le long des lamelles primaires. La majorité des auteurs a proposé la délimitation de trois zones selon que l'on considère le bord interne (le plus près de l'arc et de ce fait encore appelé basal ou proximal) du filament, sa partie médiane, ou son bord

externe ou distal (bord libre de l'hémibranchie) (FIG. 2b). Ainsi, la réunion des bords internes de tous les filaments d'une hémibranchie représente la zone interne ou basale ; la réunion des parties médianes correspond à la zone médiane ; enfin, la somme de tous les bords externes constitue la zone externe ou distale. Une telle définition rend caduque les schémas, assez fréquents dans la littérature, qui ne font pas apparaître une zone basale, médiane et distale sur l'ensemble des filaments d'une hémibranchie.

Enfin, les aires délimitées par l'intersection entre ces secteurs et ces zones finissent par représenter les quadrats contigus, mais à géométrie variable, auxquels nous avons fait allusion précédemment (FIG. 2c).

Certainement conscients des limites d'une méthode des quadrats ainsi définie, LLEWELLYN *et al.* (1980), WINCH (1983) puis JANOVY *et al.* (1991) ont préféré travailler avec ces unités parfaitement repérables que sont les filaments. Leur méthode est la première à définir quantitativement la position des parasites dans l'espace branchial ; elle utilise notamment la position des filaments les uns par rapport aux autres, mais exprimée en pourcentage. Le nombre de lamelles primaires variant avec la taille des poissons, la position du parasite est alors une position relative dans un espace de taille variable.

La méthode des quadrats contigus présente des avantages sur cette dernière : 1) elle permet d'appréhender les mécanismes de structuration spatiale (abondance et/ou présence simultanée d'espèces ou de stades différents) d'une manière multi-dimensionnelle ; 2) elle permet d'analyser à une échelle très locale le fonctionnement de guildes véritablement homologues (individus-hôtes semblables parasités par des infracommunautés de même composition). Pour les Monogènes parasitant les arcs gauches et droits d'un poisson, il existe même deux guildes indépendantes sur ces organes à symétrie bilatérale.

Leur existence permet d'analyser les variations de micro-répartition des différentes infrapopulations, et surtout d'identifier leur déterminisme dans des environnements changeants (SILAN, 1984). Le problème présente alors des similitudes avec celui posé par des guildes insulaires, au détail près que les guildes parasitaires peuvent être véritablement homologues, tant par leur composition que par la structure du milieu occupé. Pour ce faire, la méthode des placettes contiguës est très utile. Il reste à la formaliser.

LA STATION BRANCHIALE : SON ÉTENDUE ET SES LIMITES

Considérons le cas où quinze stations élémentaires (SILAN *et al.*, 1987) sont définies sur chaque hémibranchie. Ce cas est le plus répandu dans la littérature précitée car il représente souvent pour le parasitologue, certes de manière intuitive, l'échelle la plus informative. Les unités d'échantillonnage sont établies à partir des deux gradients déjà évoqués (FIG. 2a et 2b) :

- de l'arc branchial au bord libre des filaments, trois zones appelées basale, médiane et distale sont définies en fonction de la longueur des filaments.

- selon un gradient dorso-ventral, cinq secteurs numérotés de 1 à 5 et qui dépendent du nombre de filaments sont distingués.

La délimitation des zones et secteurs peut être formulée à partir des éléments suivants, soient :

- n le nombre de filaments d'une hémibranchie de surface S_H ;

- S_B , S_M , S_D les surfaces respectives des zones basales, médiane et distale ; et S_1 , S_2 , S_3 , S_4 , S_5 les surfaces respectives des secteurs 1, 2, 3, 4, 5 de cette hémibranchie ;

- $S_{B_{f_k}}$, $S_{M_{f_k}}$, $S_{D_{f_k}}$, les surfaces respectivement

basale, médiane et distale du filament f_k de surface totale

$S_{T_{f_k}}$, (k varie de 1 à n ; 1 correspond au filament le plus dorsal) (FIG. 1) ;

- Δ_{ij} la surface d'une station élémentaire avec i l'indice de zone (i varie de 1 (zone basale) à 3 (zone distale)) et j l'indice de secteur (j varie de 1 (secteur le plus dorsal) à 5 (secteur le plus ventral)).

DÉLIMITATION DES ZONES :

Zone basale :
$$S_B = \sum_{k=1}^n S_{B_{f_k}} = \sum_{j=1}^5 \Delta_{1j}$$

Zone médiane :
$$S_M = \sum_{k=1}^n S_{M_{f_k}} = \sum_{j=1}^5 \Delta_{2j}$$

Zone distale :
$$S_D = \sum_{k=1}^n S_{D_{f_k}} = \sum_{j=1}^5 \Delta_{3j}$$

avec $S_{T_{f_k}} = S_{B_{f_k}} + S_{M_{f_k}} + S_{D_{f_k}}$ et $S_{B_{f_k}} = S_{M_{f_k}} = S_{D_{f_k}}$

DÉLIMITATION DES SECTEURS :

Secteur 1 :
$$S_1 = \sum_{k=1}^n S_{T_{f_k}} = \sum_{i=1}^3 \Delta_{i1}$$

Secteur 2 :
$$S_2 = \sum_{k=\frac{n}{5}+1}^{\frac{2n}{5}} S_{T_{f_k}} = \sum_{i=1}^3 \Delta_{i2}$$

et ainsi de suite jusqu'à :

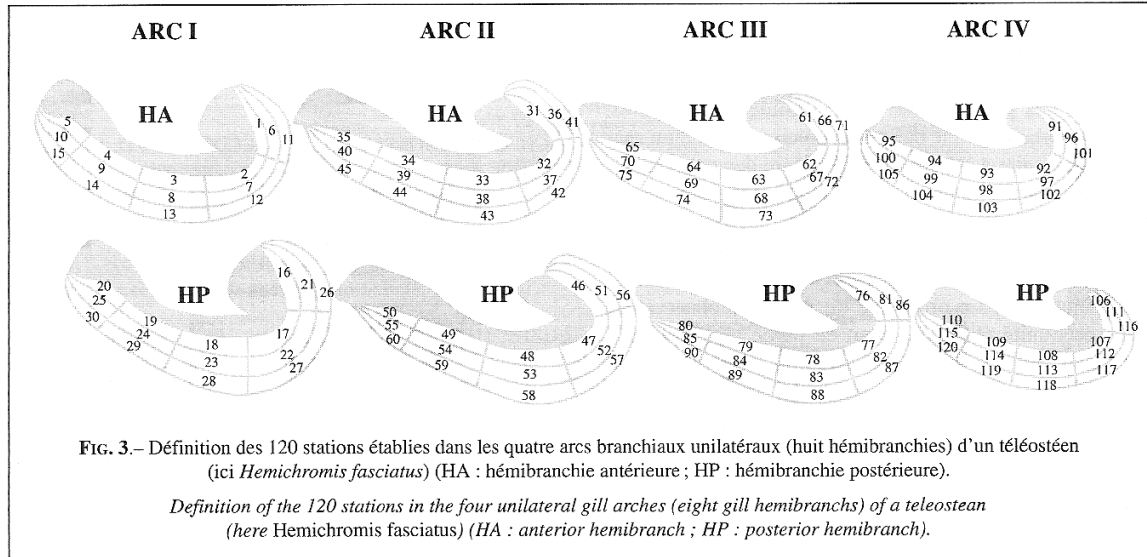
Secteur 5 :
$$S_5 = \sum_{k=\frac{4n}{5}+1}^n S_{T_{f_k}} = \sum_{i=1}^3 \Delta_{i5}$$

plus généralement :

$$S_j = \sum_{k=\frac{(j-1)n}{5}+1}^{\frac{jn}{5}} S_{T_{f_k}} \quad (1)$$

La délimitation des secteurs ainsi définis ne pose aucun problème tant que le nombre de filaments est un multiple du nombre de secteurs, soit 5. On ne peut en effet délimiter les secteurs que sur la base de nombres entiers.

Quand n n'est pas un multiple de 5 (par exemple 404), nous proposons de définir les cinq secteurs (S_1 à S_5) en utilisant toujours l'équation (1), mais en ne considérant dans un premier temps et pour le partage de l'espace que



les n' premiers filaments, n' étant le premier entier plus petit que n et multiple de 5 (400 dans l'exemple donné). Par suite, les $n-n'$ filaments restants sont associés avec les cinq secteurs de la manière suivante : si $n-n' = 1$, alors S_1 comprend une lamelle branchiale de plus que les autres secteurs ; si $n-n' = 2$, S_1 et S_2 possèdent chacun un filament de plus que les trois autres secteurs ; et ainsi de suite jusqu'à $n-n' = 4$; dans ce dernier cas, S_5 est le seul secteur à avoir un filament de moins que les quatre autres. Si nous considérons par exemple le cas d'une hémibranchie comprenant 404 lamelles branchiales, alors S_1 , S_2 , S_3 et S_4 seront composés chacun de 81 filaments, et S_5 de 80 filaments. Cette manière de procéder, facile à mettre en œuvre dans la pratique, présente l'avantage de rééquilibrer le nombre de filaments par secteur.

Pour finir, considérons la surface totale de l'hémibranchie :

$$\begin{aligned}
 S_H &= S_B + S_M + S_D = \sum_{i=1}^3 S_i \\
 &= S_1 + S_2 + S_3 + S_4 + S_5 = \sum_{j=1}^5 S_j \\
 &= \sum_{i=1}^3 \sum_{j=1}^5 \Delta_{ij}
 \end{aligned}$$

Il résulte de cette démarche l'existence de 15 stations élémentaires par hémibranchie, de 30 par arc branchial, de 120 sur les quatre arcs unilatéraux, et de 240 par poisson.

Afin de repérer graphiquement chacune des 120 stations d'une même série d'arcs (droite ou gauche), un code numérique lui est attribué. Ce code est invariable des arcs gauches aux droits, d'un individu-hôte à un autre, et dans la majorité des cas (Téléostéens) d'une espèce-hôte à une autre. Autrement dit, la représentation de l'espace colonisé reste la même quelle que soit la communauté parasitaire étudiée. La séquence des codes attribués aux stations est représentée FIG. 3.

Il va de soi que la méthode exposée prévaut dans le cas d'un téléostéen, mais que les principes développés sont facilement transposables à n'importe quel poisson présentant un nombre différent d'arcs branchiaux.

CONCLUSION

Des espèces parasites coexistent dans l'espace des espèces, des populations et des individus-hôtes. Le partage des ressources, qu'elles soient spatiales, alimentaires ou autres, pose à la fois des problèmes généraux d'écologie et des problèmes spécifiques liés à la nature des processus de colonisation-extinction dans les systèmes hôtes-parasites. L'individu-hôte peut d'une part être assimilé à une île, sans que les règles de la biogéographie insulaire lui soient systématiquement applicables. Les communautés parasitaires peuvent d'autre part être réellement homologues. L'utilisation de ce type de modèle biologique doit donc apporter des éclairages nouveaux sur des aspects aussi variés que la dynamique de la colonisation, le déterminisme de la richesse ou de la diversité, et d'une façon plus générale sur les problèmes de hiérarchie et d'échelles (AUGER *et al.*, 1992).

Les peuplements parasitaires présentent des patrons spatiaux (ESCH *et al.*, 1990) pouvant être clairement définis. Leur déterminisme peut être appréhendé par l'analyse comparée des peuplements ou des guildes homologues, d'où l'importance d'une définition précise du contenu spatial, si nécessaire à l'étude de la structure des communautés à différentes échelles d'espace et de temps (SHUGART, 1990).

L'approche très locale des processus de structuration et d'organisation est très largement sous-exploitée en écologie parasitaire. Le problème du niveau d'observation (taille de l'unité observée) étant en partie réglé quand il s'agit de l'individu-hôte, l'influence du degré de résolution (grain au sein du biotope branchial par exemple) sur les problèmes de co-occurrence d'espèces peut être étudié très finement. La plupart des études citées en introduction ne s'y sont que très peu employées, faute notamment d'outils méthodologiques et statistiques adaptés.

Le découpage virtuel de l'espace colonisé tel que nous le formalisons ici contribue à donner aux parasites et aux stations d'échantillonnage une position relative, et non absolue, dans l'hémibranchie. En effet, le nombre de filaments branchiaux, leur longueur, la surface colonisable par les ectoparasites augmentent avec la taille et donc l'âge de l'hôte (SILAN *et al.*, 1987). Mais en étant reproductible et transposable d'un individu-hôte à un autre, un tel positionnement permet une approche comparée des peuplements homologues ; il rend également possible l'approche multidimensionnelle des structures spatiales (SILAN, 1984). L'illustration et la mise en application de ces différents principes seront présentées par ailleurs.

BIBLIOGRAPHIE

- ADAMS, A.M., 1986.— The parasite community on the gills of *Fundulus kansae* (Garman) from the South Platte River, Nebraska (USA). *Acta Parasit. Pol.*, 31 (1/12) : 47-54.
- AUGER, P., BAUDRY, J. & FOURNIER, F. (eds), 1992.— *Hiérarchies et échelles en écologie*. Naturalia publications : 300 p.
- ARME, C. & HALTON, D.W., 1972.— Observations on the occurrence of *Diclidophora merlangi* (Trematoda : Monogenea) on the gills of whiting, *Gadus merlangus*. *J. Fish Biol.*, 4 : 27-32.
- BATES, R.M. & KENNEDY, C.R., 1990.— Interactions between the acantocephalans *Pomphorhynchus laevis* and *Acanthocephalus anguillae* in rainbow trout : testing an exclusion hypothesis. *Parasitology*, 100 (3) : 435-444.
- BATES, R.M. & KENNEDY, C.R., 1991.— Potential interactions between *Acanthocephalus anguillae* and *Pomphorhynchus laevis* in their natural host chub, *Leuciscus cephalus* and the european eel, *Anguilla anguilla*. *Parasitology*, 102 (2) : 289-297.
- BLONDEL, J., 1979.— *Biogéographie et écologie*. Masson, Paris : 173 p.
- BUSH, A.O. & HOLMES, J. C., 1986.— Intestinal parasites of lesser scaup ducks : an interactive community. *Can. J. Zool.*, 64 : 142-152.
- CROMPTON, D. W. T., 1973.— The sites occupied by some parasitic helminths in the alimentary tract of vertebrates. *Biol. Rev.*, 48 : 27-83.
- ESCH, G. W., SHOSTAK, A. W., MARCOGLIESE, D. J. & GOATER, T. M., 1990.— Patterns and processes in helminth parasite communities : an overview. In : ESCH, G., BUSH, A. & AHO, J. (eds). *Parasite communities : patterns and processes*. Chapman and Hall, London : 1-19.
- ESCH, G.W., GIBBONS, J.W. & BOURQUE, J.E., 1975.— An analysis of the relationship between stress and parasitism. *Am. Midl. Nat.*, 93 : 339-353.
- EUZET, L. & KTARI, M.H., 1970a.— *Pyragraphorus hollisae* sp.nov. (Monogenea) parasite de *Lichia glauca* (L. 1758) (Carangidae) en Méditerranée. *Ann. Inst. Biol.*, Universidad Nacional Autonoma de Mexico, 41 : 269-279.
- EUZET, L. & KTARI, M.H., 1970b.— *Heteraxinoides hannibali* n.sp. (Monogenea, Polyopisthocotylea) parasite branchial de *Pomadasys incisus* (Bowdich, 1825) (Teleostei) dans le golfe de Tunis. *Bull. Mus. Hist. Nat.*, 41 : 269-279.
- FERNANDO, C.H. & HANEK, C., 1976.— Gills. In : KENNEDY, C.R. (ed.). *Ecological aspects of Parasitology*. North-Holland Publishing Company, Amsterdam : 209-226.
- GREIG-SMITH, P., 1952.— The use of random and contiguous quadrats in the study of the structure of the plant communities. *Ann. Bot. N. S.*, 16 : 293-316.
- HANEK, G. & FERNANDO, C.H., 1978.— Spatial distribution of gill parasites of *Lepomis gibbosus* (L.) and *Ambloplites rupestris* (Raf.). *Can. J. Zool.*, 56 : 1235-1240.
- HOBBS, R.P., 1980.— Interspecific interactions among gastrointestinal helminths in pikas of North America. *Am. Midl. Nat.*, 103 (1) : 15-25.
- HOLMES, J.C., 1973.— Site selection by parasitic helminths : interspecific interactions, site segregation, and their importance to the development of helminth communities. *Can. J. Zool.*, 51 : 333-347.
- HOLMES, J.C. & PRICE, P.W., 1986.— Communities of parasites. In : KIKKAWA J. & ANDERSON D.J. (eds). *Community Ecology, Pattern and Process*. Blackwell Scientific Publications, Victoria, Australia : 187-213.
- HUGHES, G.M. & MORGAN, M., 1973.— The structure of fish gills in relation to their respiratory function. *Biol. Rev.*, 48 : 419-475.
- JANOVS, J., MCDOWELL, M.A. & FERDIG, M.T., 1991.— The niche of *Salsuginus thalkeni*, a gill parasite of *Fundulus zebrius*. *J. Parasitol.*, 77 (5) : 697-702.
- KENNEDY, C.R., 1985.— Site segregation by species of Acanthocephala in fish, with special reference to eels, *Anguilla anguilla*. *Parasitology*, 90 : 375-390.
- KOSKIVAARA, M., VALTONEN, E.T. & VUORI, K.M., 1992.— Microhabitat distribution and coexistence of *Dactylogyrus* species (Monogenea) on the gills of roach. *Parasitology*, 104 (2) : 273-281.
- LAMBERT, A., 1990.— Environment and host-parasite relationships in monogenea. *Folia Parasitol.*, 37 : 219-224.
- LAMBERT, A. & MAILLARD, C., 1974.— Répartition branchiale de deux monogènes : *Diplectanum aequans* (Wagener 1857) Diesing, 1858 et *Diplectanum lauberi* Lambert et Maillard 1974 (Monogenea, Monopisthocotylea) parasites simultanés de *Dicentrarchus labrax* (Téléostéen). *Ann. Parasit. Hum. Comp.*, 50 (6) : 691-699.
- LAMBERT, A. & SANFILIPPO, D., 1977.— Position systématique et biologie d'*Ergenstrema mugilis* Paperna, 1964 (Monogenea, Monopisthocotylea) parasite de *Liza (Liza) ramada* (Risso,

- 1826) (Téléostéen, Mugilidae). *Bull. Mus. Hist. Nat.*, Paris, 3e sér., n° 472, Zoologie : 823-831.
- LEBEDEV, B.I., 1977.— Some aspects of biology and evolution of monogeneans (Monogenea, Plathelminthes). *Folia Parasitol.*, 25 : 131-136.
- LLEWELLYN, J., 1956.— The host specificity, micro-ecology, adhesive attitudes and comparative morphology of some trematode gill parasites. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, 35 : 113-127.
- LLEWELLYN, J., MC DONALD, S. & GREEN, J.E., 1980.— Host-specificity and speciation in Diclidophoran (Monogenea) gill parasites of Trisopteran (Gadoid) fishes at Plymouth. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, 60 : 73-79.
- METTRICK, D.F. & DUNKLEY, L.C., 1969.— Variations in the size and position of *Hymenolepis diminuta* (Cestoda : Cyclophyllidae) within the rat intestine. *Can. J. Zool.*, 47 : 1091-1101.
- NOISY, D., 1978.— *Recherches sur le microhabitat branchial des Microcotylidae (Monogenea) ectoparasites de Sparidae (Teleostei)*. Thèse de Doctorat de 3^{ème} cycle, Université des Sciences et Techniques du Languedoc : 132 p.
- NOISY, D. & MAILLARD, C., 1980.— Microhabitat branchial préférentiel de *Microcotyle chrysophrii* van Beneden & Hesse, 1863 (Monogenea, Microcotylidae) parasite de la Daurade (*Sparus aurata* L., 1758). *Ann. Parasit. Hum. Comp.*, 55 (1) : 33-40.
- PALING, J.E., 1968.— A method of estimating the relative volumes of water flowing over the different gills of a freshwater fish. *J. Exp. Biol.*, 48 : 533-544.
- RAMASAMY, P., RAMALINGAM, K., HANNA, R.E.B. & HALTON, D.W., 1985.— Microhabitats of gill parasites (Monogenea and Copepoda) of teleosts (*Scomberoides* spp.). *Int. J. Parasitol.*, 15 (4) : 385-397.
- RIGGS, M.R. & ESCH, G.W., 1987.— The suprapopulation dynamics of *Bothriocephalus acheilognathi* in a north Carolina cooling reservoir : abundance, dispersion and prevalence. *J. Parasitol.*, 73 : 877-892.
- ROHDE, K., 1976a.— Species diversity of parasites on the Great Barrier Reef. *Z. Parasitenk.*, 50 (1) : 93-94.
- ROHDE, K., 1976b.— Monogenean Gill Parasites of *Scomberomorus commersoni* Lacépède and Other Mackerel on the Australian East Coast. *Z. Parasitenk.*, 51 (1) : 49-69.
- ROHDE, K., 1977a.— Habitat partitioning in Monogenea of marine fishes. *Heteromicrocotyla australiensis* sp.nov. and *Heteromicrocotylodes mirabilis*, gen. and sp.nov. (Heteromicrocotylidae) on the gills of *Carangoides emburyi* (Carangidae) on the Great Barrier Reef, Australia. *Z. Parasitenk.*, 53 (2) : 171-182.
- ROHDE, K., 1977b.— Species diversity of monogenean gill parasites of fish on the Great Barrier Reef. *Proc. Third. Internat. Coral Reef Symposium*, Miami, Florida : 585-591.
- ROHDE, K., 1977c.— A non competitive mechanism responsible for restricting niches. *Zool. Anz.*, 199 (3/4) : 164-172.
- ROHDE, K., 1980.— Comparative Studies on Microhabitat Utilization by Ectoparasites of Some Marine Fishes from the North Sea and Papua New Guinea. *Zool. Anz.*, Jena, 204 (1/2) : 27-63.
- ROHDE, K., 1993.— *Ecology of marine parasites*. 2nd edition, CAB-International, Wallingford, Oxon : 298 p.
- ROHDE, K., HAYWARD, C., HEAP, M. & GOSPER, D., 1994.— A tropical assemblage of ectoparasites : gill and head parasites of *Lethrinus miniatus* (Teleostei, Lethrinidae). *Int. J. Parasitol.*, 24 : 1031-1053.
- ROUBAL, F. R., 1987.— Gill Surface Area and its Components in the Yellowfin Bream, *Acanthopagrus australis* (Günther) (Pisces : Sparidae). *Aust. J. Zool.*, 35 : 25-64.
- SANFILIPPO, D., 1978.— *Microhabitat des Monogènes Dactylogyroidea parasites branchiaux de Téléostéens Mugilidae et Sparidae*. Thèse de Doctorat de 3^{ème} cycle, Université des Sciences et Techniques du Languedoc : 148 p.
- SHUGART, H.H., 1990.— Ecological models and the ecotone. In : NAIMAN, R.J. & DÉCAMPS, H. (Eds), *The ecology and management of aquatic-terrestrial ecotones*. Parthenon Publishing, London : 23-36.
- SILAN, P., 1984.— *Biologie comparée des populations de Diplectanum aequans et D. lauberi, monogènes branchiaux de Dicentrarchus labrax*. Thèse de Doctorat de 3^{ème} cycle, Université des Sciences et Techniques du Languedoc : 275 p.
- SILAN, P., EUZET, L., MAILLARD, C. & CABRAL, P., 1987.— Le biotope des ectoparasites branchiaux des poissons : facteurs de variations dans le modèle bar-monogènes. *Bull. Ecol.*, 18 (4) : 383-391.
- SILAN, P. & MAILLARD, C., 1989.— Biology of *Serranicotyle labracis*, ectoparasite of *Dicentrarchus labrax* (Teleostei): contribution to the study of its populations. *Mar. Biol.*, 103 : 481-487.
- SMITH, J.W., 1969.— The distribution of one monogenean and two copepod parasites of whiting *Merlangus merlangus* (L.) caught in British waters. *Nytt Mag. Zool.*, 17 : 57-63.
- STOCK, T.M. & HOLMES, J.C., 1987.— *Diococetus asper* (Cestoda : Diococetidae) : an interference competitor in an enteric helminth community. *J. Parasitol.*, 73 (6) : 1116-1123.
- STOCK, T. M. & HOLMES, J. C., 1988.— Functional relationships and microhabitat distributions of enteric helminths of grebes (Podicipedidae) : the evidence for interactive communities. *J. Parasitol.*, 74 (2) : 214-227.
- SUYDAM, E.L., 1971.— The microecology of three species of monogenetic trematodes of fishes from the Beaufort - Cape Hatteras area. *Proc. helminth. Soc. Wash.*, 38 (2) : 240-246.
- WINCH, J., 1983.— The biology of *Atrispinum labracis* N. Comb. (Monogenea) on the gills of the bass, *Dicentrarchus labrax*. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, 63 : 915-927.
- WOOTEN, R., 1974.— The spatial distribution of *Dactylogyrus amphibothrium* on the gills of ruffe *Gymnocephalus cernua* and its relation to the relative amounts of water passing over the parts of the gills. *J. Helminthol.*, 48 (3) : 167-174.
- YOUNG, P.C., 1968.— Two new species of the family Alloodiscotylidae Tripathi, 1959 (Monogenoidea) from the gills of *Sphymena obtusata* Cuvier et Valenciennes, with a note on the distribution of *Vallisiopsis australis* sp.nov. *J. Helminthol.*, 42 : 421-434.

ENGLISH ABRIDGED VERSION

The study of parasite community structure requires a correct and precise definition of associated spatial structures. The elementary biotopes represent a first resource level for the infrapopulation or the infracommunity. The host species, or its populations, can be considered as another resource level. Its analysis concerns the component and the compound community. These levels lead to different problematics and methodologies.

If we analyse the spatial partitioning between several parasite species (trematodes in a digestive tract or monogeneans on fish gills), the initial methodological problem is to define subsets or stations in these elementary biotopes. Then the station is, as for free-living organisms, the smallest territorial unit on which is brought together at least one fraction of the community species ; this smallest unit is naturally dependent on the problem studied and its scale. In order

to analyse the way parasites colonize their elementary biotope, it is essential to define accurately these sampling stations and their limits. For the gill biotopes, the only case we deal with here, the problem has not yet received a formal answer. Our purpose is consequently to define this sampling unit in such a way that it is reproducible from one host species to another, or from one host individual to another.

Parasite communities show spatial patterns which can be clearly defined. Their determinism can be identified by comparative analyses of homologous communities or guilds. The limits of the elementary biotopes are evident at the host individual level ; so the influence of resolution scales (coarse or close-grained structures within the biotope) on the co-occurrence of the species can be analy-

sed precisely. The analysis of spatial structuring processes at local and various scales are widely underexploited in parasitological ecology, and most existing studies did not consider this problem.

A potential division of the settled gill space is formalized in this paper. The number of gill filaments, their length, and the gill surface potentially used by the ectoparasites increase with age and host size ; consequently the structure of these gill biotopes changes. Taking into account the proposed method, the parasites and the sampling stations have a relative but not absolute position on the gill hemibranchs. However, this sampling technique has the advantage of being reproducible ; therefore such a spatial sampling permits the comparison of different infracommunities, using multidimensional methods.